Rev. Mus. Argentino Cienc. Nat., n.s.
5(1): 79-85, 2003
Buenos Aires, ISSN 1514-5158

Alimentación de *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) en siete ambientes lénticos de la provincia de Chubut, Argentina*

Ricardo A. FERRIZ

Museo Argentino de Ciencias Naturales «Bernardino Rivadavia», Av. A. Gallardo 470, C1405DJR Buenos Aires, Argentina. E-mail: rferriz@macn.gov.ar

Abstract: Feeding of *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in seven lentic environments of the province of Chubut, Argentina. The trophic spectrum of specimens of *Galaxias platei*, collected in seven Andean lakes of Chubut province, was analysed by observing the digestive tracts of 151 fishes, collected during 2000-2002. The index of relative importance (I.R.I.) showed that the main food items for adult *G. platei* were amphipods, chironomid larvae, fishes, molluscs, hirudinids, insect larvae, and terrestrial insects. *G. platei* exhibited cannibalistic habits in three lakes. The species presents size variation in dietary composition. The data indicate that *G. platei* is a benthic carnivore.

Key words: feeding habits, *Galaxias platei*, Andean lakes.

Los miembros de la familia Galaxiidae presentan una distribución restringida a las aguas del hemisferio sur, registrándose en Nueva Zelandia, Australia, Tasmania, Sudáfrica y Sudamérica (McDowall, 1971; Campos, 1979). Buena parte de los miembros de esta familia están confinados al agua dulce, pero varias especies son diadrómicas con fases larvales, postlarvales y juveniles en el mar (Andrews, 1976; McDowall & Frankenberg, 1981; MacDowall *et al.*, 1994).

En aguas Argentinas se han citado sólo dos especies, el puyen grande *Galaxias platei* Steindachner 1898 y el puyen chico *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842). *G. platei* se lo encuentra en ríos y lagos de la región patagónica, como así también en aguas chilenas (McDowall, 1971; Ringuelet, 1975; Campos, 1979; Arriata *et al.*, 1983; López *et al.*, 1987; Milano & Vigliano, 1997).

Los aspectos básicos sobre la biología de *G. platei* son poco conocidos: distribución (McDowall, 1971; Ringuelet, 1975; Campos, 1979; Milano & Vigliano, 1997; Barriga *et. al.*, 2002), interacciones (Cussac, *et al.*, 1998; Ruzzante *et al.*, 1998; Macchi *et al.*, 1999; Barriga *et. al.*, 1999), fecundidad y embriología (Ortubay & Wegrzyn, 1991), conservación (Bello & Ubeda, 1998). En cuanto a sus características tróficas, son escasos los datos disponibles (Padin *et al.*, 1986; Macchi *et al.*, 2000; Milano *et al.*, 2002), los cuales sugieren que la dieta de este galáxido es de origen bentónico de acuerdo a sus hábitos epibentónicos en lagos profundos, donde se ubicaría por abajo de los 30 metros de profundidad (Milano & Vigliano, 1997).

Los adultos de *G. platei* presentan adaptaciones morfológicas y metabólicas para la vida bentónica: la apertura branquial lateral, los ojos en posición dorsal, las aletas en posición lateral y la boca supera (McDowall, 1971; Milano *et al.*, 2002). El complejo mitoncondrial de los conos retinales sugieren una adaptación a la visión en la oscuridad (Schoebitz *et al.*, 1973; Ali *et al.*, 1990) presentando además una gran resistencia a la anoxia (Barriga *et al.*, 1999).

Los salmónidos introducidos compiten con los galáxidos, afectando su distribución espacial, estableciéndose relaciones de competencia por el alimento y el espacio o directamente predando sobre ellos (Townsend & Crowl, 1991). Aunque no existe información sobre la distribución y abundancia de las formas nativas previa a la introducción, a principios del siglo XX, de los salmónidos en aguas patagónicas; Macchi *et al.* (1999) sugiere que estos peces exóticos han influenciado sobre la distribución de *G. platei*. El canibalismo es un proceso frecuentemente observado, principalmente, en peces predadores de agua dulce (Zaret, 1977; Hech & Appelbaum, 1988).

El presente trabajo tiene como objetivo describir el régimen alimentario de *G. platei* en ambientes lénticos, de la provincia de Chubut, los

* Trabajo financiado a través del PICT 4488 de la Agencia Nacional de Promoción Científica y Tecnológica.

cuales son lagos oligotróficos de origen glaciar con una baja profundidad media.

MATERIAL Y METODOS

Se analizó la dieta de 151 ejemplares provenientes de siete lagos oligotróficos de origen glaciar de la provincia de Chubut, Patagonia (tabla 1). Estos lagos establecen relaciones con diversos ríos durante los meses de máximo caudal: con el río Pico (Lagos Vilches, Pico 2, Torres y La Pava); con el río Corcovado (Lago Guacho); con el río El Tigre (Lago El Engaño) todos de pendiente pacífica; y con el río Shaman (lago Azul), de pendiente atlántica (figura 1).

Las capturas fueron realizadas durante el mes de febrero de 2000 y en enero-febrero de 2002. Se utilizaron redes del tipo agalleras del tipo monofilamento de 21; 25; 30; 35; 39; 52,5; 60 y 70 mm de distancia entre nudos. Fueron caladas entre la última hora de la tarde y las primeras de la mañana a una profundidad variable de 2 a 36 m.

La talla de los ejemplares estudiados estuvo comprendida entre los 140 y 343 mm de longitud estándar (X= 212,37 mm, DE= 21,2135) (tabla 1). El tracto digestivo de cada ejemplar se fijó en

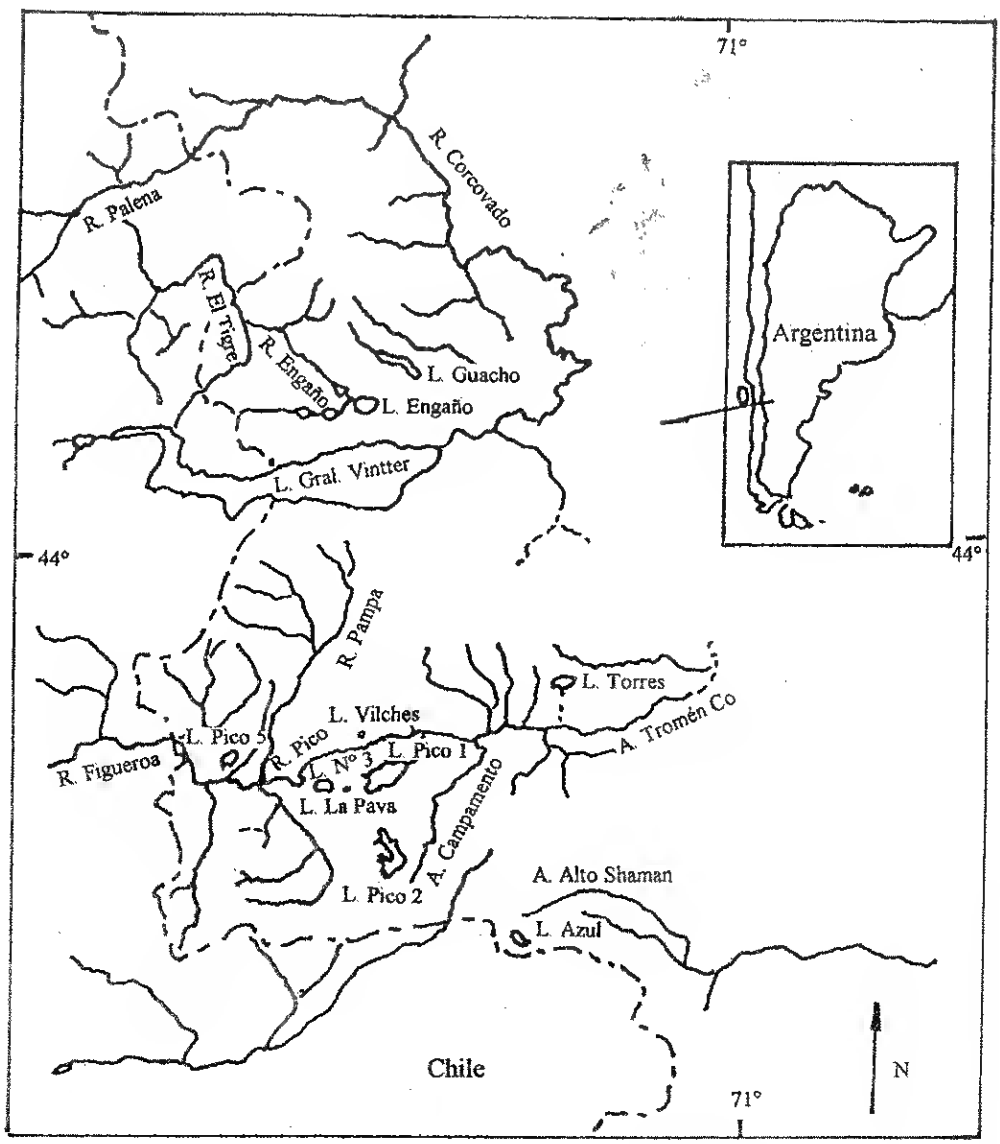

Fig. 1. Localización geográfica de los ambientes estudiados.

Tabla 1. Número de individuos analizados de *Galaxias platei* en cada uno de los ambientes estudiados. Lst: largo estándar, N: número de individuos, Zmed: profundidad media, Zmax: profundidad máxima.

Localidad	N	Lst mín.	Lst máx.	%Vacios	Zmed	Zmáx.
Vilches	7	245	273	0	3,67	5,6
Pico 2	53	140	343	3,8	11,09	24,4
Torres	22	168	311	13,6	3,59	9,4
La Pava	7	172	219	0	7,68	13,4
El Engaño	11	189	242	1,3	5,0	16,7
Guacho	25	193	279	2,9	16,47	28,1
Azul	26	199	303	0	17,97	36,1

solución de formol al 5%. El contenido estomacal fue analizado bajo lupa binocular. Se siguieron las recomendaciones de Windell & Bowen (1978) y Hyslop (1980) para cuantificar los principales componentes de la dieta. Fue utilizado el índice de importancia relativa (IRI) de Pinkas *et al.* (1971) empleándose el peso húmedo en vez de volumen del alimento:

$$IRI = (\%N + \%P) \times \%F$$

Donde %N: porcentaje numérico, %P: porcentaje del peso húmedo y %F: porcentaje de frecuencia. El IRI varía entre 0-20 para presas incidentales, 20-200 para presas secundarias y más de 200 para presas dominantes.

El ancho del nicho trófico, para cada una de las localidades estudiadas, fue determinado a través del índice de Shannon (H'). La amplitud del nicho es una medida del rango o diversidad de los recursos usados por una especie en su condición local (Crowder, 1990).

Para determinar las variaciones ontogénicas de la dieta se dividieron en dos grupos, en forma arbitraria: los comprendidos entre los 100-250 mm y los mayores de 251 mm de longitud estándar. Para comparar las frecuencias de los pesos, de los distintos ítems alimentarios de estos dos grupos de tallas se utilizó el test de chi-cuadrado (Sokal & Rohlf, 1979).

Se construyó una matriz de similitud con el cual se elaboró un dendrograma con el método de agrupamiento UPGMA (Sokal & Sneath, 1963; Crisci & Armengol, 1983). Utilizándose el coeficiente de correlación producto-momento de Pearson (Sokal, 1961) para describir la similitud de las dietas de *G. platei* en cada ambiente estudiado, empleándose el valor del IRI previamente estandarizado de cada ítem alimentario.

RESULTADOS

El alimento dominante de *G. platei* en el lago Vilches fueron los anfípodos (IRI 8572), siguiéndole en importancia los hemípteros (IRI 1536) y las larvas de quironómidos (IRI 474); el alimento secundario e incidental fueron los restos de insectos no identificados y restos de madera respectivamente (tabla 2).

En el lago Pico 2 los anfípodos también dominan ampliamente en las ingestas (IRI 11383) seguidos por el molusco *Chilina sp.* (IRI 527); las larvas de tricópteros y juveniles de *G. platei* resultaron el alimento secundario mientras que larvas de quironómidos y el vivalvo *Diplodon sp.*, los hirudineos y dytíscidos fueron el alimento incidental.

Chilina sp. (IRI 6624), larvas de quironómidos (IRI 3002) e hirudíneos (IRI 2762) resultaron el alimento dominante de este galáxido en el lago Torres; ninfas de odonatos, ortópteros adultos y restos de insectos fueron las ingestas incidentales.

En el lago La Pava las larvas de quironómidos (IRI 5957) constituyeron el alimento dominante junto con juveniles de *G. platei* (IRI 3725) y ninfas de odonatos (IRI 263); el alimento incidental estuvo representado por *Chilina sp.*

Los anfípodos (IRI 12795) dominan en la dieta de los ejemplares del lago El Engaño, seguidos por *Chilina sp.* hirudíneos; el alimento secundario fueron las ninfas de odonatos y coleópteros adultos.

En el lago Guacho se detecta la dominancia de anfípodos (IRI 9715) y de *Chilina sp.* (IRI 2431); seguidos de larvas de quironómidos. *Diplodon sp.*, larvas de tricópteros y *Biomphalaria sp.*

En el lago Azul los anfípodos (IRI 3199), larvas de quironómidos (IRI 2381) y juveniles de

Tabla 2. Composición de la dieta de *Galaxias platei* en siete lagos de la provincia de Chubut, indicándose el IRI de cada ítem alimentario. A: adultos, L: larvas, N: ninfas. H': amplitud del nicho trófico.

	Engaño	Guacho	Azul	Vilches	Pico 2	Torres	La Pava
Madera			12	60			
Hirudinea	255.79				1.65	2762.93	
Mollusca							
Diplodon sp.		40.32			231		
Chilina sp.	300.88	2431.52			527.82	6624.85	18.34
Biomphalaria sp.		4.74	24.22				
Uncancylus sp.			73.82				
Crustacea							
Hyalella sp.	12795	9715.08	3119.9	8572.8	11383.28	188.61	
Insecta							
Chironomidae (L)		95.44	2381.3	474.8	7.8	3002.62	5957
Trichoptera (L)		29.04	4.42		101.66		
Orthoptera (A)							
Acridiidae						14.78	
Odonata (N)	25.54					19.48	263
Plecoptera (N)			1.49				
Hemiptera (A)				1536			
Hymenoptera							
Formicidae (A)			11.71				
Coleoptera (A)							
Dytiscidae	92.63				0.35		
Restos insectos				162		12	
Pisces							
Galaxias platei			1960.31		137.35		3725
H'	0.2524	0.5811	1.1684	0.6901	0.2966	1.01	0.8257

puyen (IRI 1960) fueron los alimentos dominantes; seguidos por moluscos, larvas de tricópteros, hormigas caídas al agua, plecópteros y restos de madera.

Se encontraron diferencias significativas entre la distribución de frecuencias del peso de los ítems alimentarios ($p<0,05$) consumidos por individuos comprendidos entre los 100-250 mm y los mayores de 250 mm de longitud estándar ($X^2 = 70,7146$; d.s.$=2,9976^{-15}$). Los individuos de menor talla consumen con una mayor intensidad anfípodos, larvas y adultos de insectos e hirudíneos; mientras que los ejemplares de mayor talla consumen *Chilina sp.*, juveniles de *G. platei* y anfípodos.

Los valores de la amplitud del nicho trófico muestran que *G. platei* en los lagos Azul, Torres y La Pava son más amplios que los de los lagos restantes (Tabla 2).

En el dendrograma de la figura 2 se observan tres cluster; por un lado los individuos del lago Torres que se diferencian claramente de los otros grupos, observándose una mayor ingesta de *Chilina sp.*, quironómidos y anfípodos. El otro grupo lo constituye el lago La Pava, en el cual se observa, además del consumo de fauna bentónica, un fuerte canibalismo. En el tercer grupo se encuentran los cinco lagos restantes (Azul, Guacho, Vilches, Pico 2 y El Engaño) donde los anfípodos son el alimento dominante de la dieta de estos galáxidos.

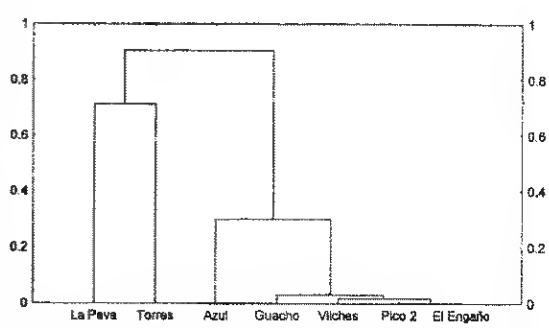

Fig. 2. Dendrograma de similitud de la dieta de *Galaxias platei*, en siete lagos de la provincia de Chubut.

CONCLUSIONES

Galaxias platei es una especie epibentónica que habita por debajo de los 30 m de profundidad (Milano & Vigliano, 1997) mientras que los estadios larvario y juvenil son epipelágicos y costeros asociados a la vegetación (obs. pers.). Las capturas en los ambientes estudiados no superan los 36 m de profundidad, lo que indicaría la capacidad de este galáxido de colonizar lagos patagónicos de distintas profundidades.

Los adultos de *G. platei* son carnívoros eurifágicos consumiendo en forma oportunista fauna de origen bentónico y secundariamente caníbales, seleccionando el tamaño de la presa según la talla del pez.

Se observa a través del análisis de índice de importancia relativa de los ítems componentes de la dieta de *G. platei* que el patrón alimentario está caracterizado por el consumo de anfípodos, moluscos, larvas de quironómidos y juveniles de *G. platei*. Las ingestas de menor importancia fueron los hirudíneos, larvas de tricópteros e insectos acuáticos y alóctonos.

Si bien se registran diferencias en la dieta en los distintos lagos, el consumo estuvo en todos los casos dirigido básicamente a la fauna de origen bentónico, y en forma secundaria a la fauna alóctona; excepto en los lagos La Pava y Azul donde el canibalismo presenta un alto grado de importancia en la dieta. Las diferencias observadas entre los individuos de las tallas consideradas se encuentra en relación al tamaño de la presa, los comprendidos entre 100-250 mm de largo estándar capturaron, en forma dominante, presas comprendidas entre los 1,5 y 2,3 mm mientras que los mayores de 251 mm capturaron principalmente presas mayores a los 5 mm.

Al comparar la dieta de este galáxido en otros ambientes patagónicos (Padin *et al.*, 1986; Macchi *et al.*, 2000; Milano *et al.*, 2002) no se observan diferencias básicas, pues en todos los casos el alimento preferido fue de origen bentónico, como el molusco *Chilina sp.*, larvas de quironómidos, ninfas de efemerópteros, fauna alóctona y el anfípodo *Hyalella sp.* Lo mismo ocurre con el otro galáxido de aguas argentinas, *G. maculatus*, carnívoro eurifágico que consume fauna bento-litoral y fauna alóctona (Férriz & Salas Aramburu, 1996).

Oncorrhynchus mykiss y *Salvelinus fontinalis* son los únicos salmónidos presentes en la mayoría de los lagos estudiados, coexistiendo con *G. platei*, predando sobre juveniles y adultos de este galáxido (Ferriz, datos no publicados), no registrándose capturas de otros peces nativos. La Pava y Azul son los únicos lagos donde no se registraron capturas de salmónidos. En el primero se debería a un exceso de pesca deportiva que los eliminó y en el Azul nunca se realizaron campañas de siembras. Como se indicara (tabla 2) en estos lagos el canibalismo presenta una gran incidencia.

Se plantean varias hipótesis para explicar el comportamiento caníbal y sus ventajas ecológicas. Los peces caníbales consumen una dieta de alta calidad y químicamente parecida a su propia conformación, esto le permitiría un crecimiento más rápido y una mayor fecundidad (Wootton, 1990). Este tipo de comportamiento también sería una estrategia reproductiva competitiva desarrollada como un mecanismo de selectividad de la prole o de reducción del suceso reproductivo de competidores (Polis, 1981). El tercer mecanismo posible del canibalismo sería de auto control poblacional, con un carácter denso-dependiente, acentuado cuando las condiciones ambientales, como nutrición y espacio, son inadecuadas (Thibault, 1974; Polis, 1981; Hech & Appelbaum, 1988). Asimismo existe canibalismo intercohorte e intracohorte (Wootton, 1990).

La forma de canibalismo que se da en *G. platei* es del tipo intercohorte, consumiendo, los individuos adultos, formas juveniles que se encuentran en su primer año de vida, no registrándose el consumo de larvas dado que estas se encuentran segregadas en el ámbito del pelagial, por lo que quedan fuera del alcance de los adultos bentónicos. El aumento de refugios (Hech & Appelbbaum, 1988) y los cambios de nicho (Foster *et al.*, 1988) reducen la probabilidad de canibalismo. Milano *et al.* (2002) encontraron en la laguna Coyte, ambiente de la estepa patagónica perteneciente a la cuenca del río Chubut, a *G. platei* como único pez de este ambiente, observándose un fuerte canibalismo que representó un 80 % del volumen ingerido.

Se considera que la amplitud del nicho por lo general aumenta a medida que la disponibilidad de recursos disminuye (Pianka, 1982). En dos de los lagos donde se registró un fuerte canibalismo, *G. platei* presenta un nicho relativamente amplio (Azul: 1,17; La Pava: 0,83), lo cual podría indicar que este comportamiento sería del tipo de auto control poblacional ante una inadecuada oferta de recursos tróficos. Para confirmar esta hipótesis de trabajo sería necesario realizar análisis de la dieta y oferta alimentaria a lo largo de un ciclo anual.

AGRADECIMIENTOS

A Claudio Baigún (CONICET), Santiago Salvadori (INIDEP) y Hugo López (Inspector de Pesca de la prov. de Chubut) por la inestimable

ayuda durante los muestreos, y a Sergio E. Gómez por la lectura crítica del primer manuscrito.

BIBLIOGRAFIA

Ali, M.A., S. Sakurai & S.P. Collins. 1990. Adaptative radiation of the retina in Galaxiidae (Salmoniformes). *Aust. J. Zool.* 38:173-186.

Andrews, A.P. 1976. A revision of the Family Galaxiidae (Pisces) in Tasmania. *Aust. J. Mar. Freshwater Res.* 27:297-349.

Arratia, G., M.B. Peñafort & S. Menu-Marque. 1983. Peces de la región sureste de los Andes y sus probables relaciones biogeográficas actuales. *Deserta.* 7:48-107.

Barriga, J.P., D. Milano, M.A. Battini, P.J. Macchi & V.E. Cussac. 1999. Spatial distribution Galaxiids fishes in Patagonian lakes: relationship with salmonids introduction and development of littoral zone. En: *8 th. International Conference on the Conservation and Management of Lakes LAKE '99*, Copenhagen, Denmark.

Barriga, J.P., M.A. Battini, P.J. Macchi, D. Milano & V.E. Cussac. 2002. Spatial and temporal distribution of landlocked *Galaxias maculatus* and *Galaxias platei* (Pisces, Galaxiidae) in a lake in South American Andes. *New Zealand J. Mar. Freshwater Res.* 36:349-363.

Bello, M.T. & C.A. Ubeda. 1998. Estado de conservación de los peces de agua dulce de la patagonia argentina. Aplicación de una metodología objetiva. *Gayana Zool.* 62(1):45-60.

Campos, H. 1979. Avances en el estudio sistemático de la familia Galaxiidae (Osteichthys: Salmoniformes). *Arch. Biol. Med. Exper.* 12:107-118.

Crisci, J.V. & M.F.L. Armengol. 1983. Introducción a la teoría y práctica de la taxonomía numérica. *OEA. Serie de Biología, Monograf.* N° 26, 132 pp.

Crowder, L.B. 1990. Community Ecology. En: Schedeck, C.B. & Moyle, P.B. (Eds.): *Methods for Fish Biology.* American Fisheries Society, Maryland. 684pp.

Cussac, V.E., D.E. Ruzzante, S. Walde, P.J. Macchi, V. Ojeda, M.F. Alonso & M.A. Denegri. 1998. Body shape variation of three species of *Percichthys* in relation to their coexistence in the Limay River basin, in northern Patagonia. *Env. Biol. Fishes.* 53:143-153.

Ferriz, R.A. & W. Salas Aramburu. 1996. Dieta de *Galaxias maculatus* (Jenyns, 1842) (Salmoniformes: Galaxiidae) en un embalse norpatagónico. *Bol. Mus. reg. Scienc. nat. Torino.* 41(1):249-257.

Foster, S.A., V.B. Garcia & M.Y. Town. 1988. Cannibalism as the cause of an ontogenetic shift in habitat use by fry of the threespine stickleback. *Oecologia.* 74:577-585.

Hech, T. & S. Appelbaum. 1988. Observation on intraespecific aggression and coeval sibling cannibalism by larval and juvenile *Clarias gariepinus* (Clariidae: Pisces) under controlled conditions. *J. Zool. Lond.* 214:21-44.

Hyslop, E.J. 1980. Stomach contents analysis-a review of methods and their application. *J. Fish. Biol.* 17:411-429.

López, H.L., R.C. Menni & A.M. Miquelarena. 1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biol. Acuát.* 12:1-50.

Macchi, P.J., V.E. Cussac, M.F. Alonso & M.A. Denegri. 1999. Predation relationships between introduced salmonids and the native fish fauna in lakes and reservoirs in northern Patagonia. *Ecol. Freshwater Fish.* 8:227-236.

Macchi, P.J., P. Vigliano, M. Denegri & M. Alonso. 2000. Asociaciones locales de peces y polimorfismo entre lagos en *Galaxias platei* Steindachner, 1898 (Pisces, Galaxiidae). En: Res. *IX Congreso Iberoamericano de Biodiversidad y Zoología de Vertebrados*, Buenos Aires, 24-27 de abril de 2000:41-42.

McDowall, R.M. 1971. The galaxiid of South America. *Zool. Linn. Soc.* 50(1):33-73.

McDowall, R.M. & R.S. Frankenberg. 1981. The Galaxiid fishes of Australia. *Records of the Australian Museum.* 33(10):443-605

McDowall, R.M., C.P. Mitchell & E.B. Brothers. 1994. Age at migration from the sea of juvenile Galaxias in New Zealand (Pisces: Galaxiidae). *Bull. Mar. Science.* 54(2):385-402.

Milano, D. & P.H. Vigliano. 1997. Nuevos registros de *Galaxias platei* Steindachner, 1898 en lagos andinos-patagónicos (Teleostei: Osmeriformes: Galaxiidae). *Neotropica.* 43(109-110):109-111.

Milano, D., V.E. Cussac, P.J. Macchi, D.E. Ruzzante, M.F. Alonso, P.H. Vigliano & M.A. Denegri. 2002. Predator associated morphology in *Galaxias platei* in Patagonian lakes. *J. Fish Biol.* 61(1):138-156.

Ortubay, S. & P.H. Wegrzyn. 1991. Fecundación artificial y desarrollo embrionario de *Galaxias platei* Steindachner (Salmoniformes, Galaxiidae). *Medio Ambiente.* 11(2):84-89.

Padín, O.H., N.O. Oldani & J.M. Iwazkiw. 1986. Estudios biológico-pesquero del lago Buenos Aires (Prov. Santa Cruz). *Inf. Téc. Inst. Limnol. «Dr. R.A. Ringuelet»*, mimeograf. no publicado.

Pianka, E.R. 1982. *Ecología Evolutiva.* Omega, Barcelona. 365pp.

Pinkas, L., M.S. Oliphant & I.L.K. Iverson. 1971. Food habits of albacore, bluefin, tuna and bonito in California. *Calif. Fish. Game, Fish Bull.* 152:1-105.

Polis, G.A. 1981. The evolution and dynamics of intraespecific predation. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 12:225-251.

Ringuelet, R.A. 1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur.* 2: 1-122.

Ruzzante, D.E., S.J. Walde, V.E. Cussac, P.J. Macchi & M.F. Alonso. 1998. Trophic polymorphims, habitat and diet segregation in *Percichthys trucha* (Pisces: Percichthyidae) in the Andes. *Biol. J. Linnean Soc.* 65:191-214.

Schoebitz, K., E. L. Rodríguez Echandia & H. Campos. 1973. Complex mitochondria in the retinal cones of the Teleost Galaxias paltei. *Journal of Microscopie.* 18:109-114.

Sokal, R.R. 1961. Distance and Measure of Taxonomics Similarity. *Syst. Zool.*. 10:71-90.

Sokal, R.R. & P.H.A. Sneath. 1963. *Principes of Numerical Taxonomy.* W.H. Freeman, 359 pp.

Sokal, R.R. & F.J. Rohlf. 1979. *Biometría. Principios y métodos estadísticos en la investigación biológica*. H. Blume Ediciones, Madrid, 832 pp.

Thibault, R.E. 1974. Genetics of cannibalism in a viviparous fish and its relationship to population density. *Nature*, Lond. 251:138-140.

Townsend, C.R. & A.C. Crowl. 1991. Fragmented population structure in a native New zealand fish: an effect of introduced brown trout?. *Oikos*. 61:347-354.

Wootton, R.J. 1990. *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall, London. 404pp.

Windell, T.J. & S.H. Bowen. 1978. Methods for study of fish diets based on analysis of stomach contents. En: Bagenal, T. (ed.). *Methods for assesment of Fish Production in Fresh Water*. Blackwell Sci. Publ. Oxford, England:219-226.

Zaret, T.M. 1977. Inhibition of cannibalism in *Cichla ocellaris* and hypotesis of predator mimicry among South American fishes. *Evolution*. 31:421-437.

Recibido: 7-X-2002
Aceptado: 8-I-2003